

Zur Kenntnis des absteigenden Wasserstromes

von

Kurt Schechner.

Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der k. k. Wiener Universität.

(Vorgelegt in der Sitzung am 1. Juli 1909.)

Einleitung.

Seit langer Zeit schon ist es bekannt, daß das Wasser in der Pflanze sich nicht nur in aufsteigender, sondern auch in absteigender Richtung bewege. Insbesondere Hales¹ hat durch seine Versuche es außer Zweifel gestellt, daß in Holzgewächsen unter gewissen Bedingungen ein absteigender Wasserstrom sich einstellen könne.

Bis Straßburger² zieht sich die Kette der einschlägigen Versuche, deren Resultat sich dahin zusammenfassen läßt, daß unter abnormen Umständen auch in der lebenden Pflanze eine Umkehr des Wasserstromes erzielt werden könne. Daß aber analog dem aufsteigenden Wasserstrom unter bestimmten Bedingungen in derselben Pflanze ein absteigender Wasserstrom vorhanden sei, daran wurde nicht gedacht.

Erst Wiesner nahm einen solchen regelmäßig vor sich gehenden, absteigenden Wasserstrom an und behandelte auf experimentellem Wege die Frage, ob dieser durch sein Eintreten eine Reihe von Erscheinungen ursächlich beeinflusse.

Die Annahme eines absteigenden Wasserstromes ging von einer Erscheinung aus, die Wiesner gelegentlich ein physio-

¹ Hales, Statik der Gewächse. Deutsche Übersetzung 1748, p. 77.

² Straßburger Eduard, Histologische Beiträge III. Jena 1891. Die Umkehrung des Wasserstromes, p. 582 a. Die Umkehrung der Wasserbahnen, p. 936.

logisches Paradoxon nannte. Er tauchte den Gipfel eines *Ampelopsis*-Sprosses unter Wasser, während die der Anlage nach unteren Blätter frei transpirierten. Und nun zeigte sich nach einiger Zeit das überraschende Resultat, daß der Gipfel unter Wasser welk wurde. Wiesner schloß daraus, daß hier ein Wasserentzug seitens der unteren, frei transpirierenden Blätter vorliegen müsse, denn ein ganz untergetauchter Sproß blieb turgeszent, ja nahm sogar an Turgeszenz zu. Auf einen ähnlichen Wasserentzug seitens der unteren Blätter führt Wiesner das Öffnen gewisser transpirierender Blüten zurück.¹ Durch den Wasserentzug seitens der stärker transpirierenden Laubblätter tritt eine Wasserverteilung in den Geweben der Corollblätter ein, die zum Öffnen führt.

Die abnormale Wasserbewegung zeigte auch Wiesner an einer Erscheinung, die er korrelative Transpiration² nannte. Wurden nämlich abgeschnittene *Aeskulus*-Sprosse derart an einem Südfenster in feuchten Sand gestellt, daß die eine Blattknospe voll beleuchtet wurde, während die gegenüberstehende im Schatten sich befand, so verkümmerte die letztere, weil ihr das Wasser von der stärker transpirierenden, hell beleuchteten entzogen wurde.

An die Annahme eines absteigenden Wasserstromes knüpfte auch Wiesner einige Ideen³ zur Erklärung von Erscheinungen, die bisher nur aus Gesichtspunkten der Erblichkeit gewertet wurden.

In neuerer Zeit bestritt Pringsheim⁴ die Berechtigung, aus den Wiesner'schen Versuchen auf einen absteigenden Wasserstrom zu schließen, und leugnet, gestützt auf Versuche und Berechnungen der osmotischen Drucke in Basis und Spitze, die Möglichkeit eines absteigenden Wasserstromes.

¹ Wiesner Julius, Studien über das Welken von Blüten und Laubsprossen. Diese Sitzungsberichte, Bd. LXXXVI, I. Abt., Novemberheft, 1882.

² Wiesner Julius, Über korrelative Transpiration. Diese Sitzungsberichte, Bd. CXIV, Abt. I, Mai 1905.

³ Wiesner Julius, Der absteigende Wasserstrom und dessen physiologische Bedeutung. Bot. Zeitung 1889.

⁴ Pringsheim Ernst, Wasserbewegung und Turgorregulation. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. XLIII, Heft 1.

Da hier nun die Meinungen auseinander gingen, betraute mich Herr Hofrat Wiesner mit der Aufgabe, zu untersuchen, ob auch in bewurzelten Pflanzen und in Sprossen, die nicht durch teilweise Submersion am Transpirieren gehindert werden, ein absteigender Wasserstrom sich einstelle, wenn die Wasserzufuhr nicht in dem von der Pflanze geforderten Verhältnis zur Wasserabgabe steht.

Bevor ich in die speziellen Untersuchungen eingehe, sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Hofrat Prof. Dr. Julius Wiesner für die Anregung zu dieser Arbeit und für die vielfache Unterstützung bei ihrer Ausführung meinen wärmsten Dank zu sagen.

Herrn Privatdozent Dr. Karl Linsbauer danke ich aufrichtig für manchen Rat und für das freundliche Entgegenkommen.

Spezielle Untersuchungen.

Versuche mit *Eupatorium adenophorum*.

Herr Hofrat Wiesner machte mich auf das Verhalten eines trocken gestellten *Eupatorium*stockes aufmerksam. An ihm welkten die Blätter in akropetaler Folge.

Zur Erklärung dieser Reihenfolge des Welkens konnte unter der Voraussetzung einer stärkeren Transpiration der entwickelten Blätter angenommen werden, daß die Eigen-
transpiration dieser so rasch vor sich ging, daß eine Vertrocknung der Gewebe eher erfolgte, als das Heranziehen des Wasserreservoirs der jüngeren Blätter.

Für diese Annahme sprach das Verhalten eines abgeschnittenen Sproßes, dessen Gipfel unter Wasser fixiert worden war. Die Schnittfläche war verklebt, die freien Blätter konnten ungehindert transpirieren. Nach kurzer Zeit schon zeigte sich, daß der Gipfel schlaff wurde. Es mußte ein Wasserentzug seitens der freien Blätter angenommen werden. Denn, tauchte ich einen Sproß ganz unter Wasser, so blieb er turgeszent, nahm sichtlich Wasser auf und blieb dabei frisch und wachstumsfähig, denn er krümmte sich negativ geotropisch. Ich prüfte auch auf andere Weise die Möglichkeit einer

Schädigung durch das eintretende Wasser. Ich bestrich den Sproßgipfel mit Vaseline, so daß ein Wassereintritt ausgeschlossen war. Auch er wurde schlaff, wenn die unteren Blätter frei transpirieren konnten.

Allerdings widersprach dem das Verhalten der unteren Blätter am trocken gestellten Stocke. Man hätte erwartet, wenn die Erklärung des Wasserentzuges seitens der unteren, stärker transpirierenden Blätter richtig wäre, daß die Blätter in basipetaler Folge welken. Genau das Gegenteil trat aber ein. Immerhin konnte man noch die Langsamkeit der Wasserbewegung und die starke Eigentranspiration im oben gedeuteten Sinne für das Vertrocknen verantwortlich machen. Denn, daß der Wasserstrom — selbst der normale — so langsam vor sich geht, daß er starker Transpiration nicht Stand halten kann, hat schon Sachs¹ gezeigt.

Wenn aber gezeigt würde, daß die unteren Blätter schwächer transpirieren, dann wäre die Möglichkeit dieser Erklärung des Vertrocknens der unteren Blätter ausgeschlossen.

Ich schnitt deshalb Blätter an den Stielen² unter Wasser³ ab und brachte sie in mit Wasser gefüllte Eproutetten. Die Verdunstung der freien Wasseroberfläche wurde durch eine Ölschicht ausgeschaltet. In der Zeit zwischen den Einzelmäßigungen befanden sich die Eproutetten in einem hellen Raum.⁴ In der nachstehenden Tabelle sind die Transpirationsgrößen eines alten (*a*), mittleren (*b*) und sehr jungen (*c*) Blattes wiedergegeben.

Der bequemen Übersicht halber werde ich von nun ab jüngste Blätter, die sich im Zustand beginnender Gewebedifferenzierung befinden, Blätter im Stadium I, mittlere, bei denen die Gewebedifferenzierung fortgesetzt, aber noch nicht vollendet ist, Blätter im Stadium II und endlich alte Blätter, die vollkommen differenzierte Gewebe aufweisen, Blätter im Stadium III nennen.

¹ Sachs, Lehrbuch der Botanik, 3. Auflage, 1873, p. 590 f.

² Siehe Methodisches p. 932.

³ De Vries bei Sachs, l. c.

⁴ Siehe Methodisches p. 932.

	Oberflächengröße	Temperatur	Luftfeuchtigkeit	Zweistündige Transpirationsgröße, bezogen auf 1 dm^2
a	27.5 cm^2	} 21° C.	74%	0.4 g
b	12			0.32
c	0.62			3

Da nun aus der Tabelle hervorgeht, daß die unteren Blätter am schwächsten transpirieren, kann das Vertrocknen der unteren Blätter nicht auf das auf p. 919 angenommene Mißverhältnis von Eigentranspiration und Wasserleitung zurückgeführt werden.

Es lag aber eine andere Möglichkeit vor. Es konnte auch das Vertrocknen der unteren Blätter als indirekte Folge eines Entzuges von Baustoffen seitens der wachsenden Sproßspitzen aufgefaßt werden. Ein hierdurch bedingtes Absterben hätte zu einer vollständigen Durchlässigkeit des Plasmas geführt und erst dieses Verhalten des Plasmas hätte sekundär ein Vertrocknen veranlaßt.

Ich glaube durch zwei Versuche zeigen zu können, daß diese Annahme nur zum Teil zutrifft.

1. Ich stellte einen *Eupatorium*-Stock ins Finstere, schloß also CO_2 -Assimilation aus; täglich begoß ich selbst den Stock, so daß infolge normaler Wasserversorgung Transpiration, wenn auch durch die Dunkelheit gehemmt, nicht ausgeschlossen war. Auch hier trat ein Vertrocknen in der gewohnten Reihenfolge, also von der Basis zur Spitze ein.

2. In ein mit Wasser gefülltes Gefäß steckte ich einen *Eupatorium*-Sproß in der Weise, daß er bis auf die obersten Blätter unter Wasser war. Nur die obersten Blätter konnten ungehindert transpirieren. Die Schnittfläche erneuerte ich täglich, um eine ungehinderte Wasserleitung zu ermöglichen. Auch Versuch 2 wurde in derselben dunklen Ecke des Instituts-ganges ausgeführt wie Versuch 1. Die im Wasser befindlichen Blätter blieben frisch.

Nach Versuch 1 könnte man wohl glauben, daß das Vertrocknen im oben gedeuteten Sinne nur auf einem Entzug

der Baustoffe beruhe, da ja für ungehinderte Transpiration durch Begießen und durch die sonstigen Vegetationsbedingungen gesorgt war. Es entzogen die wachsenden jüngsten Teile, da sie nicht assimilieren konnten, die fürs Wachstum nötigen Baustoffe den älteren Teilen, eine Bestätigung jenes in der Natur immer wiederkehrenden Falles, daß alternde Organe jungen, entwicklungsfähigen geopfert werden.

Daß aber Entzug der Baustoffe allein ein Vertrocknen nicht herbeiführt, zeigt Versuch 2. Denn, wäre dies der Fall, dann müßten die unter Wasser befindlichen Blätter im Versuch 2 absterben, da ja die jüngsten Teile, die außer Wasser waren, fortwuchsen. Sie waren aber frisch. Ein Parallelversuch, der ja nur eine Wiederholung von 1 darstellt, festigt die Annahme, daß ein Entzug der Baustoffe allein das Vertrocknen nicht herbeiführen könne. Denn stecke ich einen Sproß mit dem unteren Ende ins Wasser — auch im Dunkeln —, so tritt wieder ein Welken in akropetaler Folge ein.

Man kann also sagen, daß Entzug der Baustoffe und vornehmlich Wasserentzug das Vertrocknen der unteren Blätter herbeiführt. Und in der Tat sprechen viele Gründe für die Annahme eines Wasserentzuges seitens der oberen, stärker transpirierenden Teile. Es erscheint für den Augenblick unwahrscheinlich, daß die jüngsten Blätter, die fast keine Interzellularen besitzen, stärker transpirieren sollten, als alte, deren Interzellularen und Stomata vollentwickelt sind. Aber abgesehen davon, daß zwischen Größe der Interzellularen, Zahl der Stomata und Transpirationsgröße keine Proportionalität¹ besteht, spricht für die stärkere Transpiration der jüngsten Blätter ihre dünne Cuticula, überhaupt die Zartwandigkeit der Zellen der betreffenden Gewebe und die Tatsache, daß die Oberfläche im Verhältnis zum Inhalt mit der Abnahme der Größe zunimmt. Zur stärkeren Transpiration der jüngsten Teile kommt aber noch ihr höherer osmotischer Druck, der zum großen Teil durch stärkere Transpiration bedingt wird (siehe theoretischer Teil).

Gegen den Wasserentzug durch die jüngsten Teile spricht bloß das Verhalten eines abgeschnittenen Sprosses, der sich mit

¹ Burgerstein, Transpiration der Pflanzen. Jena 1904, p. 30.

dem Gipfel unter Wasser befand, und eines solchen, der in relativ trockenem Raum aufgehängt war.

Ohne Zweifel beruht das Welken des Sproßgipfels unter Wasser auf einem Wasserentzug durch die transpirierenden Blätter; daß dieser Wasserentzug durch die an der bewurzelten Pflanze schwächer transpirierenden unteren Blätter erfolgt, ist nur scheinbar abnorm, in Wahrheit aber, wie ich weiter unten zeigen werde, nur eine Bestätigung jenes Falles, daß eine Wasserströmung sich dorthin einstellt, wo ein größerer osmotischer Druck herrscht.

Sonderbarer war das Verhalten eines in trockenem Raum aufgehängten *Eupatorium*-Sprosses. Nach kurzer Zeit schon war der Gipfel welk, während sich die unteren Blätter in frischem Zustande befanden. Man war versucht, an einen absteigenden Wasserstrom zu glauben.

Brachte ich aber den gleichen Sproß ins Warmhaus, wo eine Luftfeuchtigkeit von 97% herrscht, dann trat genau das Gegenteil ein. Die unteren Blätter welkten in regelmäßiger Folge zur Spitze hin, der Gipfel war turgeszent und krümmte sich, da der Sproß eine geneigte Lage hatte, negativ geotropisch. Daß der Sproßgipfel im trockenen Raum zuerst welkte, darf nicht wundernehmen. Es war eben in diesem Falle seine Eigentranspiration größer als die Schnelligkeit der Wasserleitung von unten her. Zudem kommt noch der Umstand, daß er seiner Jugend wegen in geringerem Grade in der Lage ist, ungünstigen äußeren Einflüssen zu trotzen. In gleicher Weise erklärt sich die Tatsache, daß die Sproßgipfel an heißen Tagen welk herabhängen. Es fand in diesen Fällen nicht ein Wasserentzug infolge absteigenden Wasserstromes statt; vielmehr ist auch hier die Eigentranspiration stärker und schneller vor sich gegangen als die Wasserleitung.¹ Der Vollständigkeit halber

¹ Man erwäge auch, daß infolge der durch die Tageshitze eintretenden Bodentrockenheit die älteren Blätter die Fähigkeit haben, ihre Transpiration herabzusetzen, da nach den Untersuchungen von Leitgeb die Stomata bei geringer Bodenfeuchtigkeit sich schließen. Ein ähnliches Regulativ zur Herabsetzung der Transpiration haben aber die jüngsten Blätter, deren Transpiration vornehmlich eine epidermoidale ist, nicht, da sie ja entweder noch gar keine oder noch unausgebildete Spaltöffnungen haben.

führe ich noch zwei Versuche an, die ich mit *Boehmeria polystachia* anstellte und die wohl auf *Eupatorium* bezogen werden können, da *Boehmeria* in allen anderen Fällen genau das gleiche Verhalten zeigt wie *Eupatorium*.

Ich hüllte

1. eine *Boehmeria* ganz und
2. eine bis auf die obersten Blattpaare in feuchtes Filtrierpapier ein.

In beiden Fällen wurde das Filtrierpapier durch eine Tropfvorrichtung fortwährend feucht erhalten. Die Töpfe waren mit Guttapercha umhüllt, um eine Durchnässung des Bodens zu verhindern. Im ersten Falle fielen nach einiger Zeit die Blätter ab;¹ im zweiten verschrumpften die eingehüllten und fielen erst nach dem Vertrocknen ab, während die freien Blattpaare sich die ganze Zeit frisch erhielten. Ein Verhalten, das die Tatsache des Wasserentzuges aus den unteren Blättern durch die oberen aufs deutlichste zeigt, wenn man erwägt, daß *Boehmeria* sehr rasch transpiriert und daß an einem trocken gestellten Exemplare auch die oberen Blätter schon nach kurzer Zeit welkten. Daß aber ein absteigender Wasserstrom eintritt, wenn die unteren Blätter (Stadium III) die stärker transpirierenden sind, zeigen meine Versuche mit Lithiumsalpeterlösungen. Ich wählte einprozentige Lösungen, von denen Sachs² zeigte, daß sie der Pflanze nicht schaden, und daß das Lithium in der Steighöhe hinter dem Wasser nicht zurückbleibt.

Ich tauchte den Gipfel eines im Verbande mit der Pflanze befindlichen Sprosses in eine Lösung von salpetersaurem Lithium und ließ ihn nur so kurze Zeit in dieser, daß ein Schlaffwerden nicht eintrat. Dann wurde dieser Sproß abgeschnitten, die Schnittfläche mit geschmolzener Cacaobutter verklebt und in demselben Raum aufgehängt, den ich oben als relativ trocken bezeichnete. Auch in dem Falle wurde zuerst der Gipfel welk, da ja durch Benetzung (Wiesner, l. c.) seine

¹ Wiesner, Physiologie. Wien 1906, p. 282.

² Sachs, Verhalten färbender und nicht färbender Lösungen im Filtrierpapier. Arbeiten des botanischen Institutes in Würzburg, Bd. II, 1882, p. 162 u. 163.

Eigentranspiration gesteigert wurde und die Heranziehung des Wasserreservoirs der unteren Blätter nicht rechtzeitig erfolgte. Die unter dem Gipfel befindlichen Blätter, die ich in der Tabelle als mittlere (Stadium II) bezeichnete, transpirieren schwächer als die untersten, als alte bezeichnete Blätter (Stadium III). Da aber osmotischer Druck und Transpirationsgröße in Wechselbeziehung stehen, müßte, wenn die Annahme einer Wasserbewegung von einer Stelle niederen osmotischen Druckes zu einer höheren auf Wahrheit beruht, ein absteigender Wasserstrom von den mittleren (Stadium II), schwächer transpirierenden zu den alten, stärker transpirierenden (Stadium III) sich einstellen. Und in der Tat konnte ich auf spektroskopischem Wege in den unteren Blättern Lithium nachweisen.

Ich glaube nun durch meine Versuche mit *Eupatorium adenophorum* gezeigt zu haben, daß

1. das Welken der unteren Blätter vornehmlich auf Wasserentzug durch die oberen, stärker transpirierenden Blätter und nur zum Teil auf einem Absterbeprozess beruht, der vermutlich durch Entzug von Baustoffen seitens der wachsenden Organe herbeigeführt wird,

2. daß der absteigende Wasserstrom sich nur dann einstellt, wenn die unteren Blätter die stärker transpirierenden sind.

Versuche mit *Syringa vulgaris*.

Ein unter Wasser getauchter Sproßgipfel welkte, wenn die unteren Blätter frei transpirierten. Eine Schädigung durch eindringendes Wasser war ausgeschlossen, denn ein ganz untergetauchter Sproß blieb turgeszent und ein mit Vaseline bedeckter Sproßgipfel wurde trotz Abhaltung des eindringenden Wassers welk, wenn die Transpiration der unteren Blätter ungehindert vor sich ging. Auch in diesem Falle wurde man durch das Verhalten eines abgeschnittenen und in relativ trockenem Raum aufgehängten Sprosses in der Annahme eines absteigenden Wasserstromes bestärkt. Allein, wurde ein Sproß im feuchten Raum aufgehängt, so welkten die Blätter in

akropetaler Folge, der Gipfel des untergetauchten horizontal liegenden Sprosses wuchs negativ geotropisch weiter.

Daß sich aber auch hier ein absteigender Wasserstrom einstellte, wenn die Bedingungen eines osmotischen Gefälles von der Basis zur Spitze eintraten, zeigte ein mit *Eupatorium* analoger Versuch.

Der Gipfel eines mit der Versuchspflanze in normalem Verband befindlichen Sprosses wurde auf kurze Zeit ($1\frac{1}{2}$ Stunde) in eine 1% Lithiumsalpeterlösung gebracht. Herausgenommen, ehe der Sproß welk geworden war, wurde der betreffende Sproß abgeschnitten, die Schnittfläche verklebt und der Sproß im gleichen Raum wie *Eupatorium* aufgehängt. Vorerst welkte der Sproßgipfel; denn seine Eigentranspiration wurde durch Benetzung gesteigert und die Zuleitung des Wassers aus den unteren Blättern konnte daher um so eher nicht genug rasch vor sich gehen, um das Welken des Gipfels rechtzeitig zu verhindern. War aber einmal der Gipfel welk, so kamen am Sproß bloß die oberen (mittleren Stadium II) und die unteren (alten Stadium III) Blätter als transpirierend in Betracht. Da jetzt die unteren die stärker transpirierenden waren, trat ein Entzug des Wassers aus den oberen durch die unteren ein.

In der Tat zeigten die unteren Blätter im Spektroskop deutliche Lithiumreaktion.

Ein ähnlicher Versuch zeigte, daß auch an der normal bewurzelten Pflanze sich ein absteigender Wasserstrom einstellen kann, wenn die stärkere Transpiration des Sproßgipfels ausgeschaltet war.

Ich tauchte den Gipfel eines im Verbande mit der Pflanze befindlichen Sprosses in eine 1% Lithiumsalpeterlösung. Ehe noch ein Welken eintrat, nahm ich den Gipfel heraus; infolge seiner großen Eigentranspiration trat ein rasches Welken desselben ein. Der Sproß blieb vorläufig im Verbande mit der Pflanze. Nach einiger Zeit schnitt ich den Sproß ab und untersuchte die Blätter auf ihren Lithiumgehalt. Bis zum fünften Blattpaar konnte ich Lithium noch nachweisen.

Selbstredend hatte ich *Syringa* schon vorher auf seinen Lithiumgehalt geprüft und gefunden, daß es ebenso wie *Eupatorium* und alle anderen hier untersuchten Pflanzen frei

von Lithum war. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß sich ein Wasserstrom stets von einer Stelle niederen osmotischen Druckes zu einer höheren osmotischen Druckes bewegt, mag er nun die Richtung des auf- oder absteigenden Wasserstromes haben.

Nachstehend die Transpirationswerte von *Syringa vulgaris*.

Blatt	Oberfläche <i>cm</i> ²	Lebendgewicht	Trockensubstanz	Wassergehalt	Zweistündige Transpirationsgröße bezogen auf				Luftfeuchtigkeit	Temperatur
		Gramm	Gramm	100 <i>cm</i> ²	100 g Lebendgewicht	100 g Trockensubstanz	100 g Wassergehalt			
altes	30	0·60	0·15	0·450	0·43	50	200	60	81%	20° C
mittleres	12	0·342	0·06	0·172	0·35	45	180	50		
jüngstes	1·5	0·074	0·018	0·056	0·8	120	240	70		

Versuche mit *Acer tataricum*.

Ein absteigender Wasserstrom stellte sich ein, wenn die Transpiration der jüngsten (Stadium I), sehr stark transpirierenden Blätter angeschlossen war und nun die unteren, älteren Blätter (Stadium III) stärker transpirierten als die oberen mittleren (Stadium II).

Um diesen nachzuweisen, steckte ich zwei Sproßgipfel bewurzelter Stöcke (im Freien) in 1% Lithiumsalpeterlösung. Nach kurzer Zeit gab ich beide heraus. Den einen Sproß schnitt ich an der Basis ab, während ich den zweiten im Verbande mit der Pflanze ließ. Den abgeschnittenen Sproß hing ich nach Verklebung der Schnittfläche im relativ trockenen Raum auf. In beiden Fällen welkten die Sproßgipfel aus den oben genannten Gründen (p. 925) rasch und funktionstüchtig blieben an der Pflanze bloß die unteren, alten Blätter und mittleren, nun mehr oberen Blätter.

Da im ersten Fall überhaupt keine Wasserzufuhr stattfand, im zweiten Fall wegen der hohen Tagestemperatur eine

zu geringe, um den höheren Transpirationsverlust der nun stärker transpirierenden Blätter zu decken, trat die Erscheinung des absteigenden Wasserstromes ein, indem die unteren, ältesten Blätter (Stadium III) den oberen, schwächer transpirierenden mittleren Blättern (Stadium II) Wasser entzogen.

Auf spektroskopischem Wege wies ich auch in den untersten Blättern Lithium nach, das mit dem absteigenden Wasserstrom eingewandert war.

Daß aber das Welken des Sproßgipfels am unbenetzten Sproß nicht auf Wasserentzug durch die unteren Blätter, sondern vielmehr auf höhere Eigentranspiration zurückzuführen war, bewies ein in einem feuchten Raum (Luftfeuchtigkeit 97%) aufgehängter Sproß, dessen Gipfel straff blieb, während die unteren Blätter in akropetaler Folge welkten. Es dienten auch in dem Falle die unteren Blätter den jüngsten stärker transpirierenden als Wasserreservoirs.

In der nachfolgenden Tabelle bezog ich die Transpirationsgröße nur auf Oberfläche, der es mir aus den weiter unten zu erörternden Gründen völlig ausreichend erscheint zur Erzielung genauer relativer Transpirationswerte die Beziehung auf die Oberfläche vorzunehmen.

Blatt	Oberfläche <i>cm</i> ²	Lebendgewicht	Zweistündige Transpirationsgröße bezogen auf		Temperatur	Luftfeuchtigkeit
			100 <i>cm</i> ²	100 <i>g</i> Lebendgewicht		
		Gramm				
altes	95	0·945	0·1	20	22·9° C	82 ₀ %
mittleres	8	0·085	0·08	16		
jüngstes	2	0·045	0·8	48		

Versuche mit *Goldfussia glomerata*.

An trocken gestellten Exemplaren wie an abgeschnittenen Sprossen welkten die Blätter in akropetaler Folge. Daß hier Wasserentzug seitens der obersten Blätter vorlag, bewies das

Verhalten eines eingetopften Exemplares, das bis auf die obersten Blätter mit andauernd feuchtem Filtrierpapier umhüllt war.

Der im Verlaufe des Versuches trocken gewordene Boden war mit Guttapercha umhüllt, um eine etwaige Befeuchtung zu verhindern.

In dem durch das Filtrierpapier geschaffenen absolut feuchten Raum konnten die Blätter nicht transpirieren und ihr Welken muß durch einen Wasserentzug seitens der obersten, frei transpirierenden Blätter erklärt werden.

Wasserentzug durch die unteren Blätter stellte sich ein, wenn der Sproßgipfel durch Submersion in Wasser am Transpirieren gehindert war, während die unteren Blätter frei transpirierten. Ein absteigender Wasserstrom trat an einem Exemplar ein, dessen oberste Blätter (Stadium I) entfernt waren. Die untersten Blätter transpirierten nun stärker als die nun obersten, die im Mittelstadium waren. Hörte die Wasserzufuhr von unten her auf, so entzogen die nun stärker transpirierenden unteren Blätter den obersten das Wasser und die Blätter welkten in basipetaler Folge.

	Ober- flächen- größe <i>cm</i> ²	Lebend- gewicht	Zweistündige Transpirations- größe bezogen auf		Tempe- ratur	Luft- feuchtig- keit	
			100 <i>cm</i> ²	100 <i>g</i> Lebend- gewicht			
		Gramm					
<i>a</i>	7	0·182	0·1675	12	21·6° C	79 ⁰ / ₀	altes
<i>b</i>	4	0·1475	0·075	5			mittleres
<i>c</i>	0·5	0·032	0·5425	35			jüngstes

Versuche mit *Phaseolus multiflorus*.

An einem trocken gestellten Exemplar welkten die untersten Blätter zuerst infolge Wasserentzuges durch die oberen stärker transpirierenden. Wasserentzug durch die unteren Blätter trat ein, wenn der Sproßgipfel unter Wasser war.

Schön zeigte sich das Eintreten eines absteigenden Wasserstromes, wenn die untersten Blätter (Stadium III) die stärker transpirierenden waren. Ich schnitt die obersten jüngsten Teile (Stadium I) eines eingetopften Exemplares weg, verklebte die Schnittfläche und begoß das Exemplar nicht mehr. An demselben waren nur ausgewachsene Blätter.

Nach kurzer Zeit trieb in geringer Entfernung von der Basis ein Seitensproß; dessen Blätter, die sich im jüngsten Stadium (I) befanden, transpirierten sehr stark und entzogen, da die Wasserzufuhr von unten her ausblieb, den höher befindlichen, größeren Blättern das Wasser, so daß diese welkten. Daß aber das Welken des Sproßgipfels an einem im relativ trockenen Raum aufgehängten Sproß nicht auf Wasserentzug durch die unteren Blätter, sondern auf dem Mißverhältnis der starken Wasserabgabe zur langsam vor sich gehenden Wasserzufuhr aus den unteren Blättern beruhe, bewies ein im feuchten Raum aufgehängter Sproß, dessen Blätter in akropetaler Folge welkten.

Blatt	Oberfläche <i>cm</i> ²	Lebendgewicht	Trockensubstanz	Wassergehalt	Zweistündige Transpira- tionsgröße bezogen auf				Temperatur	Luftfeuchtigkeit
		Gramm	Gramm	100 <i>cm</i> ²	100 g Lebend- gewicht	100 g Trocken- substanz	100 g Wasser- gehalt			
altes	46	0·703	0·055	0·648	0·34	43	57	46	26° C	840/0
jüngstes	1·16	0·026	0·002	0·024	0·6	50	70	60		

Analoge Versuche mit *Phaseolus vulgaris*, *Cucurbita Pepo* und *Ampelopsis quinquefolia* ergaben die gleichen Resultate. An trocken gestellten Exemplaren von *Phaseolus vulgaris* will Pringsheim ein rasches Vertrocknen der Spitze beobachtet haben. Ich kann diese Erscheinung nicht bekräftigen, da eher im Gegenteil auch hier die Blätter in akropetaler Folge welkten.

Es steht ja auch dieses Verhalten eher im Zusammenhang mit den Transpirationswerten, da die Blätter in kontinuierlicher Folge von der Basis zur Spitze stärker transpirieren.

Nachstehend die Tabellen über die Transpirationswerte von *Phaseolus vulgaris* und *Cucurbita Pepo*.

Phaseolus vulgaris.

	Oberfläche <i>cm</i> ²	Lebend- gewicht	Zweistündige Trans- pirationsgröße be- zogen auf		Tempe- ratur	Luft- feuchtig- keit
			100 <i>cm</i> ²	100 <i>g</i> Lebend- gewicht		
		Gramm				
<i>a</i>	18	0·323	0·4	40	18·2° C	72 ₀ / ₀
<i>b</i>	2	0·038	0·6	60		

Cucurbita Pepo.

	Oberfläche <i>cm</i> ²	Lebend- gewicht	Einstündige Trans- pirationsgröße be- zogen auf		Tempe- ratur	Luft- feuchtig- keit
			100 <i>cm</i> ²	100 <i>g</i> Lebend- gewicht		
		Gramm				
<i>a</i>	16·5	0·229	1·65	100	18·2° C	72 ⁰ / ₀
<i>b</i>	0·5	0·010	0·23	34		

Methodisches über die Bestimmung der Transpirations- größe der Blätter.

Um den Gang der Darstellung nicht zu unterbrechen, habe ich die bei der Bestimmung der Transpirationsgröße in Anwendung gebrachte Methode nur flüchtig gestreift. Wegen ihrer prinzipiellen Wichtigkeit bei der Deutung meiner Versuchsergebnisse halte ich eine genauere Darstellung der Methode so wie des Verhältnisses, in dem Blattalter und

Transpirationsgröße stehen, für geboten, zumal bei einzelnen Autoren verschiedene Wertung der beobachteten Transpirationsgröße wahrzunehmen ist.

Um die relative Transpirationsgröße von Blättern zu bestimmen, steckte ich den Blattstiel¹ in ein mit Wasser gefülltes Proberöhrchen, erneuerte die Schnittfläche unter Wasser und schloß die freie Wasseroberfläche mit einer Ölschichte ab. In der Zeit zwischen den Einzelwägungen befanden sich die so adjustierten Blätter in hellem Raum. Ich betone dies, da sich in der Literatur Angaben finden, nach denen die Blätter während der Versuchsdauer in der Dunkelkammer standen. Da wurde aber gerade die ausgiebige stomatäre Transpiration der älteren Blätter ausgeschlossen, weil ja im Dunkeln regelmäßig ein Verschluß der Stomata² eintritt. Es leuchtet ein, daß sich dann die älteren Blätter im doppelten Nachteil gegenüber den jüngeren befanden; dicke Kulikula und gehinderte Transpiration infolge geschlossener Stomata. Selbstredend durfte ich das freie Transpirieren nicht auf längere Zeit ausdehnen; in zwei Stunden bekam ich regelmäßig ansehnliche Transpirationsunterschiede, ohne daß an den Blättern irgend ein Welksein zu merken war.

Bei überaus stark transpirierenden Pflanzen wie *Humulus* begnügte ich mich mit einer halbstündigen Transpiration. Im Anfange bezog ich den relativen Transpirationswert auf die Oberfläche der Blattspreite,³ die ich bei kleinsten Blättern auf Millimeterpapier bestimmte; bei Bestimmung der Oberfläche größerer Blätter aber, wo Vernachlässigung von Quadratmillimetern die Resultate nicht änderte, wendete ich das Planimeter an.

¹ Da es sich mir ja in allen Fällen nur um Vergleichsgrößen handelte, schien es mir ausreichend, jedesmal nur die Blattstiele und nicht auch Stammstücke, an denen sich die Blätter befanden, ins Wasser zu stecken.

² Wiesner fand, daß an Blättern von *Hartwegia comosa* die Spaltöffnungen auch im Finstern offen waren.

Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanze. Diese Sitzungsberichte, Bd. LXXIV, I. Abt., Oktober-Heft, 1876. Siehe auch Burgenstein, Transpiration der Pflanzen, I. c., p. 34.

³ Die Transpiration des Blattstieles schloß ich durch Bestreichen desselben mit geschmolzener Cakaobutter aus.

Im Laufe der Untersuchungen bezog ich auch die Transpirationsgröße auf das Lebendgewicht. Ich folgte nur dem in der Literatur üblichen Vorgehen, obgleich es von vornherein keineswegs klar ist, in welcher Beziehung Lebendgewicht und Wasserabgabe stehen sollten.¹ Tatsächlich fand ich auch in vielen Fällen übereinstimmende, in vielen einander widersprechende Resultate.

Brauchbare, vergleichende Transpirationswerte werden wir nur dann erhalten, wenn wir die Beziehung der relativen Transpirationsgröße auf jene in der Organisation der Pflanze gelegenen Faktoren in Erwägung ziehen, die die Transpiration unmittelbar beeinflussen. Von welchen Faktoren aber hängt die Intensität der Verdunstung ab?

Doch wohl von der Größe der verdunstenden Fläche und endlich von den Transpirationswiderständen, die durch die chemisch-physikalische Beschaffenheit der transpirierenden Membran und des Protoplasmas gegeben sind. Daß aber Größe des Lebendgewichtes und der Trockensubstanz die Wasserabgabe ursächlich beeinflussen, dürfte kaum der Fall sein, da ja mit einem Steigen des Gewichtes nicht notwendig auch die absolute Wasserabgabe steigt.

Die Beziehung auf die Oberfläche wird stets die verlässlichsten Vergleichsresultate liefern, da ja mit der Größe der verdunstenden Fläche unter sonst gleichen Umständen stets die Größe der Verdunstung steigen wird.

Soll also die Bestimmung der Transpirationsgröße nur dazu dienen, um Vergleichsgrößen zu erzielen — und nur um solche handelte es sich in der vorliegenden Arbeit — so reicht stets die Beziehung auf die Oberfläche aus.

Wollen wir aber ein klares Bild der Wasserökonomie der Pflanze gewinnen, so werden wir wohl noch andere Beziehungen berücksichtigen müssen.

Schon der Quotient aus Wasseraufnahme und Wasserabgabe wird uns zeigen, wie die Pflanze mit dem aufgenommenen Wasser wirtschaftet; er muß in kleinen Zeit-

¹ So fand Bergen, daß viele Blätter ihre höchste Flächengröße früher erreichen als ihre definitive Dicke.

räumen (Minuten) bestimmt werden, da, wie von Eberdt in einigen Fällen gezeigt wurde, in größeren die Menge des aufgenommenen Wassers gleich ist der abgegebenen.¹ In Zeiten geringer Wasserzufuhr aber nimmt die Pflanze das in ihr vorhandene Wasserreservoir zu Hilfe.

Wir müssen also auch den Wassergehalt einer Pflanze kennen lernen, um uns klar darüber zu werden, welche Fonds an Wasser der Pflanze zur Verfügung stehen. Je geringer nun der in der Pflanze befindliche Fond ist — der Wassergehalt relativ genommen — umso mehr muß die Pflanze in schlechten Zeiten den Wasserverbrauch einstellen; denn gar zu leicht würde eine verschwenderische Wasserabgabe zu vollständigem Turgorverlust führen.

Wollen wir solche Erwägungen auf die Transpiration einzelner Blätter anwenden, so erscheint es vom teleologischen Standpunkte von vornherein wahrscheinlich, daß Blätter, deren Wassergehalt relativ geringer ist, schwächer transpirieren werden. Bei den jüngsten Blättern aber, deren Gewebe relativ wasserreicher sind, kann bei ungestörter Wasserzufuhr eine erhöhte relative Wasserabgabe stattfinden. Wir werden also bei Vergleichung von Verdunstungsgrößen die Beziehung auf die Oberfläche vornehmen, vorausgesetzt, daß die Blätter bei gleicher Temperatur und Luftfeuchtigkeit transpirieren.

Wenn wir aber ein genaues Bild der Wasserökonomie des Blattes gewinnen wollen, dann müssen wir folgende Faktoren in Rücksicht ziehen:

- | | |
|---|------------------------------|
| 1. Temperatur | } der umgebenden Atmosphäre, |
| 2. Luftfeuchtigkeit | |
| 3. Größe der Oberfläche, | |
| 4. Wassergehalt des Blattes und | |
| 5. Verhältnis von aufgenommener zu abgegebener Wassermenge. | |

¹ Eberdt bei Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen, I. c., p. 17.

Transpirationsgrößen von Blättern in verschiedenen Lebensaltern.

Die Literatur ist leider nicht reich an Beobachtungen, die darlegen, in welchem Verhältnis Blattalter und Transpirationsgröße stehen. Doch wurde in allen Fällen — also auch bei *Hopfen*blättern gefunden, daß »junge« Blätter stärker transpirieren als »alte«.

Daß dieses Verhalten mit dem anatomischen Bau zusammenhängt, wurde schon auf Seite 922 gezeigt. Aber auch folgende Erwägungen scheinen mir einen Beitrag zur Erklärung dieses Verhaltens zu liefern. Schneide ich Blätter ab und lasse sie frei transpirieren, so verabgaben sie nur ihr eigenes Wasser. Es wird also wohl eine Beziehung zwischen den zu verabgebenden Wasservolumen und der freien Oberfläche herrschen.¹

Nehmen wir als Beispiel das *Syringa*-Blatt in seinen drei typischen Stadien. Der Wassergehalt eines ausgewachsenen *Syringa*-Blattes (30 cm^2 groß) ist 0.450 g , der eines jüngsten Blattes (1.5 cm^2) 0.056 g . Das Verhältnis der den beiden Blättern zur Verfügung stehenden Wassermengen ist $0.450 : 0.056 = 8$. Das Verhältnis der transpirierenden Oberflächen ist $30 : 1.5 = 20$. Da mit Verringerung des absoluten Wassergehaltes die transpirierende Oberfläche im Verhältnis zum Wasserinhalt sehr stark gewachsen ist, so muß bei dem jüngsten Blatt die Transpiration eine relativ größere sein. Wie ist es aber zu erklären, daß die sogenannten mittleren Blätter schwächer transpirieren als die ältesten?

Betrachten wir auch hier die Verhältnisse von Wassergehalt und Oberfläche. Der Wassergehalt des mittleren *Syringa*-Blattes ist 0.172 g , der des alten 0.450 g . Verhältnis: $0.450 : 0.172 = 2.5$. Die Oberfläche des mittleren Blattes ist 12 cm^2 , die des alten 30 cm^2 . Verhältnis $30 : 12 = 2.5$. Es haben hier Volumen (Wassergehalt) und transpirierende Ober-

¹ Auf die chemische Zusammensetzung des Zellsaftes nehme ich keine Rücksicht, da diese erst sekundär in Betracht kommt. Ja, Wisser hat sogar gezeigt, daß Pflanzensäfte und destilliertes Wasser gleich rasch verdampfen.

fläche sich im gleichen Verhältnis geändert und es mußte, da die zur Verfügung stehende Wassermenge geringer wurde, die relative Wasserabgabe auch kleiner werden.

Es wäre vielleicht zweckmäßig drei Arten von Transpiration zu unterscheiden.

Bisher unterschied man bloß zwischen epidermoidaler und interzellulärer (stomatärer) Transpiration.

Unter ersterer verstand man die Transpiration durch ausgebildete Epidermiszellen, unter letzterer die durch ausgebildete Interzellularen und Stomata.

Die Transpiration bei noch nicht erfolgter Gewebedifferenzierung, die bisher zu der epidermoidalen gezählt wurde, möchte ich, da sie sich von dieser doch graduell unterscheidet, juvenile Transpiration nennen.

Nachstehende Tabelle gibt die Transpirationsgröße von Blättern in den drei typischen Altersstadien.

	^a altes Blatt Stadium I	^b mittleres Blatt Stadium II	^c jüngstes Blatt Stadium III	Transpirationswert	Methode der Bestimmung	Beobachter ¹
<i>Tilia parvifolia</i>	115	96	135	10 Stunden Transpiration bezogen auf 100 cm ² Fläche	Direkte Wägung Chlorkalziummethode	Höhnel
<i>Ulmus campestris</i>	467	320	870			
<i>Pelargonium tomentosum</i> ..	112	90	213			
<i>Vitis</i>	2·8	2·5	12·1	cm ² Wasseraufnahme in 24 Stunden		Müller
<i>Ampelopsis quinquefolia</i> ..	58·3	47·5	67 g	bezogen auf 100 cm ² bezogen auf 100 g Lebendgewicht	Wägung	Burgerstein
<i>Ampelopsis quinquefolia</i> ..	57·6	52·4	83·8			
<i>Aesculus Hippocastanum</i> ..	?					
Kornblätter	x	y	z	x ist kleiner als z bezogen auf die Menge kondensierten Wassers		Deherain
Erbsenpflanzen	x	y	z			
Bohnenpflanzen	x	y	z	x ist kleiner als y, y kleiner als z bezogen auf?		Tschaplowitz
Mandelzweig	x		z	x ist kleiner als z Lebendgewicht	?	Guettard
<i>Helianthus tuberosus</i>	x	y	z	x ist kleiner als y; x ist kleiner als z	Wasseraufnahme	Wesque
Hopfen	x?	x?	z	x = 2·5 z in 10 Minuten	Direkte Wägung	Fleischmann und Hirzel

¹ Literatur bei Burgerstein Transpiration, I. c.

Ähnliche Resultate ergaben die Untersuchungen mit Sukkulenten. Nach Aubert dürfte die Abnahme der Transpirationsgröße von oben nach unten zu im Zusammenhang stehen mit dem Gehalt dieser Pflanzen an organischen Säuren, und zwar trifft das Minimum der Transpiration mit dem Maximum des Gehaltes an Säure zusammen.

In allen Fällen transpirieren die jungen Blätter stärker als die an der Basis befindlichen.

Ich nenne hier einfach die Pflanzen, die untersucht wurden:

Aubert	{ <i>Sedum dendriticum</i> <i>Sempervivum tectorum</i> }	bezogen auf Frischgewicht
Burgerstein	{ <i>Echeveria glauca</i> <i>Aloe verrucosa</i> <i>Agave vulgaris</i> }	bezogen auf das Anfangsgewicht
Pringsheim	{ <i>Cotyledon gibliflora</i> <i>Sempervivum Braunii</i> }	bezogen auf Frischgewicht.

Bezüglich der Moorpflanzen schwanken die von Rosenberg mitgeteilten Befunde; bei einigen fand sich Zunahme der Wasserabgabe bei den ältesten Blättern, bei einigen das Gegenteil. Nach dem Vorstehenden ist es wohl erlaubt, derartige Widersprüche auf Untersuchungsfehler, wie sie bei Hopfenblättern unterliefen, zu schieben und immer anzunehmen, daß das Transpirationsmaximum die jüngsten Blätter (Stadium I) aufweisen.¹

Theoretische Betrachtungen über den absteigenden Wasserstrom.

Die Frage, welche Kräfte die Hebung und kontinuierliche Leitung des aufsteigenden Wasserstromes besorgen, ist heute noch strittig.

Es wurden Einwendungen gegen die Annahme aktiver Mitwirkung lebender Zellen und gegen die Beteiligung einiger

¹ Ich beabsichtige, in einer nachfolgenden Arbeit an der Hand Zahlenmäßiger Belege über die Beziehungen, die zwischen Wassergehalt, Oberfläche und Wasserabgabe bestehen, ausführlich zu berichten.

physikalischer Prozesse wie Imbibition der Zellwände, Kohäsion der Wassersäule und Kapillarität erhoben.

Gegen die Mitwirkung lebender Zellen sprach sich insbesondere Straßburger¹ aus, der in manchen Versuchen in getöteten Bäumen Steighöhen bis über zwanzig Meter erzielte.

Durch physikalische Betrachtungen zeigte Janse,² daß Imbibition der Zellwände, Kohäsion der gehobenen Wassersäule und Kapillarität als Energiequellen für die Arbeit der Wasserleitung nicht herangezogen werden können. Denn »jene Wirkungen beruhen nämlich alle auf molekularen Anziehungen und diese können nur dann Arbeit liefern, wenn die gegenseitige Lage der Moleküle des Wassers und die der festen Substanzen sich fortwährend ändert, und zwar so, daß die Anzahl der Wassermoleküle, die in geringer Entfernung von dem festen Körper liegt, unaufhörlich zunimmt«. Solches findet jedoch nach Janse nicht statt, da es sich bei der Bewegung des Wassers nur um eine Auswechslung untereinander gleichartiger Moleküle, nicht aber um eine Anhäufung und Distanzänderung derselben handelt. Weil aber Molekularkräfte Funktionen der Distanzen ihrer Moleküle sind, können diese als Energieleistung nicht in Betracht kommen.

Als feststehend aber kann angenommen werden, daß osmotische Druckkräfte und Transpiration wesentliche Faktoren für die Hebung und Leitung des Wassers sind.

Da nun gezeigt wurde, daß die obersten, jüngsten Teile stärker transpirieren und höhere osmotische Drucke³ besitzen, kann wohl ohneweiters gefolgert werden, daß der Wasserstrom sich von Stellen niederen osmotischen Druckes und geringerer Transpiration in Teile höheren osmotischen Druckes und stärkerer Transpiration bewegen wird.

Ein absteigender Wasserstrom wäre also theoretisch nur denkbar, wenn nachgewiesen würde, daß die unteren, älteren

¹ Straßburger, Histologische Beiträge V. Über das Saftsteigen. Gegen die Zulässigkeit aus diesen Versuchen auf eine Nichtteilnahme lebender Zellen zu schließen, wandten sich Schwendener, Yost und in neuerer Zeit Ursprung.

² Janse, der aufsteigende Wasserstrom, Leipzig, 1908.

³ Pringsheim, Turgorregulation l. c. Larmor A., Just. Bot. Jahresbericht, 1905.

Blätter stärker transpirieren und daß in ihnen größere osmotische Drucke herrschen. Beide Erscheinungen sind eng verknüpft; denn in den Zellen, in denen eine größere Wasserabgabe stattfindet, wird es rascher zu einer größeren Konzentration des Zellsaftes kommen und der osmotische Druck wird steigen.

Es ist klar, daß die Wasserabgabe nicht bis zum vollständigen Verlust des Turgors führen darf, weil sonst die betreffenden Blätter bis zum Absterben verwelken müßten.

Ich füge hinzu, daß in der gesamten Literatur sich nur ein Fall vorfindet, wo ältere Blätter stärker transpirieren als jüngere. Ich meine die Untersuchungen Fleischmann und Hirzels über die Blätter von *Humulus*, Untersuchungen, an deren Richtigkeit schon Burgerstein zweifelte.

Ich habe in der weiter unten beschriebenen Art die Transpirationsgrößen junger und alter *Humulus*-Blätter untersucht und im Gegensatz zu Fleischmann und Hirzel gefunden, daß in allen Fällen die jungen Blätter die größte Transpiration aufweisen.¹

Wie wäre dann aber das Welken des Sproßgipfels unter Wasser zu erklären?

Ohne Zweifel liegt hier ein Wasserentzug vor, aber sonderbarerweise durch schwächer transpirierende Teile. Aber ich glaube, daß auch dieses Phänomen der Annahme einer Wasserleitung von Stellen niederen osmotischen Druckes zu

¹ Anmerkung:

	Transpirationsgröße		Halbstündige Transpirationsgröße bezogen auf		von <i>Humulus</i>	
	Oberfläche <i>cm</i> ²	Lebendgewicht	100 <i>cm</i> ²	100 <i>g</i> Lebendgewicht	Temperatur	Luftfeuchtigkeit
<i>a</i> (altes)	30·5	0·345	0·1	20	} 21° C	79% ₀
<i>b</i> (jüngstes Blatt)	4	0·115	0·4	50		

solchen höheren nicht nur nicht widerspricht, sondern sie gerade stärkt. Man überlege: die unteren (älteren) ursprünglich schwächer transpirierenden Blätter werden, wenn der Sproß mit dem Gipfel unter Wasser ist, an der Wasserabgabe nicht gehindert; es tritt, da die Zuleitung des Wassers nicht hinreicht, eine stärkere Konzentration des Zellsaftes ein, der osmotische Druck der frei transpirierenden Blätter steigt. Der Sproßgipfel unter Wasser aber kann nicht transpirieren, der osmotische Druck des Gipfels und der jüngsten Blätter wurde infolge eingetretener Verdünnung durch eindringendes Wasser erniedrigt.

Es ist also eine Änderung der osmotischen Verhältnisse eingetreten und ihre logische Folge ist der Wasserentzug durch die älteren, jetzt stärker transpirierenden aus den jüngsten, jetzt gar nicht transpirierenden Teilen.

Auch diese Erscheinung festigt die Berechtigung der früheren Annahme, daß eine Wasserleitung nur von Stellen geringer Transpiration zu solchen größerer stattfindet.

Damit ein Wasserentzug stattfinde, mußte eine Umkehrung der osmotischen Verhältnisse eintreten.

Es ist daher nicht von der Hand zu weisen, daß ein absteigender Wasserstrom sich überall dort einstellen wird, wo die unteren Blätter (Stadium III) die stärker transpirierenden sind, ein Fall, der eintritt, wenn die obersten jüngsten Blätter (Stadium I) zu mittleren (Stadium II) (jungen) werden.

Eine Bestätigung dieser Ansicht scheint mir eine Entdeckung Deleanos zu geben. Er fand nämlich, daß am Ende der Vegetationsperiode eine Rückwanderung der mineralischen Stoffe von der Spitze zu den Wurzeln stattfinde.

Ich glaube, diese Erscheinung so deuten zu können: am Ende der Vegetationsperiode sind die obersten, jüngsten, sehr stark transpirierenden Blätter in das Stadium jener mittleren Blätter getreten, die schwächer als die untersten transpirieren. Es wäre nicht ausgeschlossen, daß unter gewissen Voraussetzungen sich nun ein absteigender Wasserstrom einstellen könne, da die Bedingungen eines osmotischen Gefälles im oben angedeuteten Sinne durch stärkere Transpiration der untersten Blätter gegeben wären. Es bliebe allerdings zu

untersuchen, ob die von Doleano untersuchten Pflanzen in Bezug auf die Transpirationsgrößen der Blätter in verschiedenen Altersstadien sich der Voraussetzung gemäß verhielten.

Zusammenfassung.

1. Ein absteigender Wasserstrom ist an ein bestimmtes Verhältnis der Transpirationsgröße aufeinanderfolgender Blätter gebunden.

2. Bezüglich der Transpirationsgröße können, entsprechend dem Entwicklungsstadium und der Beziehung, die zwischen Wassergehalt, Oberfläche und Wasserabgabe bestehen, drei Ausbildungsstufen von Blättern unterschieden werden:

Stadium I. Blätter mit beginnender Gewebedifferenzierung (jüngste Blätter).

Stadium II. Blätter mit vorgeschrittener Gewebedifferenzierung — dickere Kutikula, unvollkommen ausgebildete Interzellularen (mittlere Blätter).

Stadium III. Blätter mit abgeschlossener Gewebedifferenzierung (alte Blätter).

3. Die Blätter des Stadiums I. transpirieren in allen Fällen am stärksten, die Blätter des Stadiums II bei vielen Pflanzen schwächer als die der beiden anderen Stadien.

4. Ein absteigender Wasserstrom stellt sich ein,

- a) wenn die Transpiration des Sproßgipfels oder der Blätter im Stadium I ausgeschlossen ist und
- b) wenn die Blätter des Stadiums I in das Stadium II getreten sind, so daß an der Pflanze jetzt nur stärker transpirierende Blätter im Stadium III und schwächer transpirierende im Stadium II sich befinden.

5. Der inversen Wasserbewegung geht eine Umkehrung der osmotischen Verhältnisse voraus, so daß sich auch hier das Wasser von einer Stelle niederen zu einer höheren osmotischen Druckes bewegt.
